УДК 597.94(477.87)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ ГРЕБЕНЧАТОГО, TRITURUS CRISTATUS, И ДУНАЙСКОГО, TRITURUS DOBROGICUS, ТРИТОНОВ (AMPHIBIA, SALAMANDRIDAE) В ЗАКАРПАТЬЕ

Ф. Ф. Куртяк¹, С. В. Межжерин²

 Ужгородский национальный университет, ул. Волошина, 24, Ужгород, 88000 Украина
Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницаого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 26 февраля 2005

Изменчивость, распространение, численность гребенчатого, Triturus cristatus, и дунайского, Triturus dobrogicus, тритонов (Amphibia, Salamandridae) в Закарпатье. Куртяк Ф. Ф., Межжерин С. В. – В результате анализа изменчивости 10 промеров тела достигнута 100%-ная надежность диагностики гребенчатого и дунайского тритонов, которая при использовании отдельных признаков дает максимальное разрешение 98,2% (по относительной длине задних конечностей) и 99,5% (по индексу Вальтершторфа). Показано, что разделение видовых ареалов происходит на высоте 120-150 м. При этом фактором, определяющим изоляцию в местах перекрывания высотности распределения, становится экологическое разобщение, обусловленное разной биотопической приуроченностью видов: дунайского тритона - к степным ландшафтам, а гребенчатого - к лесным. Установлено, что численность дунайского тритона, хотя и уменьшилась за последние 30 лет в 1,8 раза, сейчас ее можно считать относительно высокой, о чем свидетельствует стабильная встречаемость этого вида в учетах земноводных, тогда как численность гребенчатого тритона снизилась в 3,3 раза, а частота его встречаемости среди представителей класса уменьшилась в 2 раза. Эти данные не дают оснований считать, что T. dobrogicus в Закарпатье - это вид, находящийся в угрожающем состоянии, и его включение в Красную книгу Украины на данном этапе вряд ли может быть признано целесообразным.

Ключевые слова: тритоны, *Triturus cristatus*, *Triturus dobrogicus*, распространение, морфологическая изменчивость, численность.

Morphometric Variation, Geographic Distribution and Population Size of *Triturus cristatus* and *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Salamandridae) in Transcarpathians. Kurtiak F. F., Mezhzherin S. V. — The 100% reliability of diagnostics of *Triturus cristatus* and *Triturus dobrogicus* was achieved as a result of analysis of 10 body measurements, while using of individual traits relative limbs length and Wolterstorff's index gives the maximum identification about 98.2% and 99.5% specimens of both species, correspondingly. Spatial separation of species ranges took place at the altitude of 120—150 m. It is shown that ecological differentiation determined by different habitat preferences (*T. dobrogicus* dwells steppe landscapes, while *Triturus cristatus* lives in forests) is the main factor, which determines isolation of two species in places of overlapping of their ranges. It is revealed, that population density of *Triturus dobrogicus*, even though became 1.8 times smaller during the last 30 years, now could be assessed as high due to stable numbers during census of Amphibians. At the same time the population size of *Triturus cristatus* has decreased in 3.3 times and its frequency in Amphibians census has decreased two times. The materials on distribution and population size of *T. dobrogicus* in Transcarpathians do not allow either to consider this species critically endangered or to include it to the national Red Data Book.

Key words: newts, *Triturus cristatus*, *Triturus dobrogicus*, geographic distribution, morphological variation, population size.

Введение

Группа гребенчатых тритонов *Triturus cristatus* s. l. в последнее время привлекает особое внимание исследователей. Она представлена 4 викарирующими генетически дискретными формами,

которых сейчас принято рассматривать в качестве отдельных видов (Wallis, Arntzen, 1989; Масgregor et al., 1990). Повышенный интерес к этой группе обусловлен также и необходимостью разработки мер по их охране, поскольку представители комплекса считаются видами не только недостаточно изученными, но и нуждающимися в охране, а потому внесены в Красный список МСОП и ІІ приложение Бернской конвенции. Три вида этого комплекса обитают на территории Украины: гребенчатый тритон *Triturus cristatus* s. str. (категория LR), живущий главным образом в Полесье и Лесостепи (Таращук, 1959); кавказский тритон *T. karelinii* (категория DD), обитающий не только на Кавказе, но и в Крыму (Щербак, 1966; Litvinchuk et al., 1994; Межжерин и др., 1998), и дунайский *Т. dobrogicus* (категория DD) тритон, приуроченный к водоемам и рекам бассейна Дуная (Щербак, Щербань, 1980; Litvinchuk et al., 1994; Межжерін та ін., 1997; Межжерин и др., 1998; Литвинчук, 1998).

Как это ни странно, но чем больше внимания уделяется этой группе земноводных, тем больше накапливается вопросов, требующих ответа, что особенно актуально для дунайского тритона, настойчиво рекомендуемого для включения в Красную книгу Украины (Литвинчук, Боркин, 2002). Однако строгие доказательства того, что существованию вида что-либо угрожает или он снижает свою численность, до сих пор не получены, хотя и высказываются предположения об угрозе этому виду, в частности, со стороны внедрившегося в Закарпатье ротана-головешки (*Percuttus glehni*) (Литвинчук, Боркин, 2002). Анализ современного состояния численности дунайского тритона в Закарпатье может быть особенно эффективным, если учесть, что более 30 лет назад подобные исследования проводили (Щербань, 1976; Щербак, Щербань, 1980), а это значит, что при условии унификации метода учета можно выявить реальную тенденцию изменения численности вида.

Перед тем как проводить исследования массовых серий двух морфологически близких видов, особенно в зоне их парапатрии, необходимо их четко идентифицировать по экстерьерным признакам. Ведь именно из-за слабой разработки морфологической диагностики исследования по этому виду в зоне парапатрии в основном проводились с использованием генетических методов идентификации (Litvinchuk et al., 1994, 1997; Межжерин и др., 1997, 1998). Детальная разработка дифференциального диагноза для гребенчатого и дунайского тритонов будет тем более актуальной, если учесть, что происходит ограниченная гибридизация этих видов (Морозов-Леонов и др., 2003), которая приводит к появлению промежуточных форм, «размывающих» морфологический хиатус. Следует сказать, что детальная диагностика дунайского и гребенчатого тритонов с указанием пределов изменчивости ключевых морфологических признаков и их разрешающей способности в деталях до сих пор не проведена, что оставляет нерешенными ответы на вопрос о возможности совместных поселений этих видов и границе их распространения в зоне возможного контакта. Это, в конечном счете, не позволяет определить механизмы стабильности зоны, разделяющей виды, которая, по-видимому, в некоторых местах не превышает 5 км (Литвинчук, Боркин, 2002). Таким образом, целью исследования стало решение трех задач: 1) определение надежности идентификации двух видов по морфологическим признакам и вычленение единичных признаков, позволяющих однозначно отличать эти два вида в природе; 2) проведение границы в распространения этих видов в Закарпатье и определение механизмов поддержания парапатрии; 3) оценка численности этих видов и установление тенденции ее изменения.

Материал и методы

Основой исследования послужили тритоны Закарпатья, морфометрический анализ которых был сделан прижизненно: 912 взрослых особей *Т. dobrogicus* с равнины и 582 экз. *Т. cristatus* с предгорий и горы (вплоть до 800 м). В качестве эталонных серий взяты фиксированные в формалине особи гребенчатого (17 экз.) и дунайского (35 экз.) тритонов, собранные в Закарпатской обл. и идентифицированные на уровне аллозимов (Межжерін та ін., 1997), а также коллекционные сборы гребенчатого тритона из окр. Киева (24 экз.) и дунайского из плавней Дуная (18 экз.), где однозначно обитают генетически однородные виды. Для получения точных промеров живых экземпляров был применен специально сконструированный прибор (Куртяк, Крочко, 2000), представляющий собой штангенциркуль на плоскости, снабженный специальным штативом, позволяющим фиксировать положение тела животного.

В исследовании использованы следующие морфологические признаки: L. - общая длина тела с хвостом, L. ср. - расстояние от конца морды до переднего конца клоакальной щели, L. sv. - расстояние от конца морды до заднего конца клоакальной щели, L. сd. - длина хвоста от переднего края клоакальной щели, L. сt. - ширина головы, L. с. - длина головы от конца морды до угла рта, L. сl. - длина головы от конца морды до затылочного отверстия, P. а. - длина передних конечностей, P. р. - длина задних конечностей, P. индекс Вальтершторфа (отношение длины передней ноги к расстоянию между конечностями: P. индекс Вальтершторфа (отношение длины передней ноги к расстоянию между конечностями: P. индекс Вальтершторфа (отношение длины передней ноги к расстоянию между конечностями: P. индекс Вальтершторфа (отношение длины передней ноги к расстоянию между конечностями: P. индекс P. р. а. P. у P. за P. за P. у P. за P. за P. за P. у P. за P. за

Оценку численности определяли в сезоны размножения (апрель-июнь) маршрутным методом, использованным М. И. Щербанем (1976). Учет проводили большей частью в тех же самых местах, что и 30 лет назад. Он представлял собой визуальный подсчет количества особей, находящихся в водоеме в зоне надежной идентификации, с последующим перерасчетом на 100 м береговой линии. Особенно эффективным этот подход оказался для *T. dobrogicus*, который все лето живет в воде.

Контрольные повторы маршрутов показали, что метод давал хорошо воспроизводимые результаты. В случаях исчезновения водоема, указанного М. И. Щербанем, выбирали соседние места обитания этого вида. Учет также проводился и в других районах Закарпатья, не охваченных исследованиями 70-х гг. С этой целью выбирали биотопы, наиболее подходящие для тритонов (временные водоемы, каналы, небольшие пруды).

Статистический анализ материалов проведен по програмному пакету Statistica 6,0, а картографическое оформление работы — с помощью пакетов ArcView v. 8,2 и MapInfo Professional v. 7.0. 22.

Результаты и обсуждение

Диагностика. Проведенный дискриминантный анализ по 10 абсолютным промерам тела показал высокую надежность определения особей двух исследованных видов. Причем при определении тритонов, промеренных прижизненно, а также сравнениях отдаленных популяций гребенчатого тритона Среднего Днепра (окр. Киева) и плавней Дуная была достигнута 100%-ная идентификация (табл. 1). В то же время при анализе закарпатских серий, фиксированных в формалине, видовая принадлежность особей которых была предварительно определена по генным маркерам, надежность определения по тем же морфологическим признакам составила только 94%, что, по-видимому, связано с трудностями снятия точных промеров. Высокую надежность дискриминации живых гребенчатых и дунайских тритонов по совокупности промеров демонстрирует и метод главных компонент (рис. 1). При его использовании совокупность исследованных особей, предварительно не разделенная на два вида, распределилась в виде четко отличающихся «облаков»: компактного, состоящего из особей T. dobrogicus, и расплывчатого, представленного T. cristatus. Результат важен в методическом отношении, поскольку является независимым подтверждением того, что определение двух видов, проведенное в природе, было правильным: и дунайский, и гребенчатый тритоны, действительно, имеют четкий морфологический хиатус, выявляемый по комплексу признаков.

Анализ индивидуальных промеров показал возможность надежной дискриминации (табл. 2) у живых экземпляров, в частности по индексам L. с./L., P. а./L., P. р./L., а также индексу Вальтершторфа (WI). Согласно дискриминантному анализу, доля надежно определенных особей по первым двум индексам чуть превышает 90%, а по двум последним находится в районе 99%. Как и следовало ожидать, надежность определения по индивидуальным признакам у фиксированных в формалине особей гораздо ниже, чем у живых (табл. 3), и значения, например индекса WI, перекрываются.

Географическое распространение. Основой для анализа распространения тритонов послужили как оригинальные материалы авторов статьи, полученные во время полевых исследований, так и опубликованные результаты

Таблица 1. Надежность дискриминации при попарных сравнениях гребенчатого и дунайского тритонов по 10 промерам тела

Table 1. Discrimination reliability in pair comparison of the cristate and danubian newts by 10 measurements of body

Вид	I		II		III	
Бид	T. cristatus	T. dobrogicus	T. cristatus	T. dobrogicus	T. cristatus	T. dobrogicus
T. cristatus	16	2	24		912	
T. dobrogicus	1	25		18		582
Доля правильно определенных особей, %	94,1	92,6	100	100	100	100

 $^{{\}rm I}$ — сравнение фиксированных серий, ${\rm II}$ — дунайских и киевских выборок, ${\rm III}$ — особей, промерянных прижизненно.

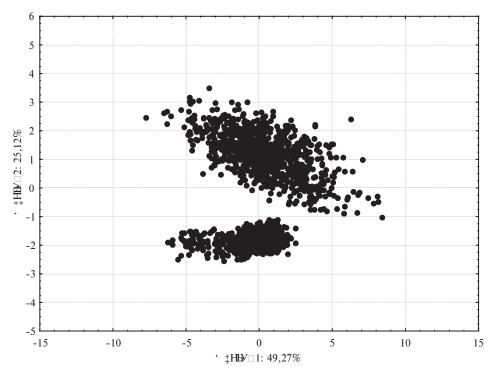


Рис. 1. Распределение двух видов тритонов в пространстве главных компонент, рассчитанных по 10 признакам: *T. cristatus* — верхнее облако, *T. dobrogicus* — нижнее.

Fig. 1. Distribution of the two species of newts in the space of the main components, calculated by 10 characters: T. cristatus — the cloud above; T. dobrogicus — the cloud below.

Таблица 2. Доля правильно определенных прижизненно особей дунайского и гребенчатого тритонов по отдельным индексам

Table 2. The part of correctly determined live specimens of the cristate and danubian newts by separate indices

Индекс	Доля правильно определенных особей, %	Индекс	Доля правильно определенных особей, %	
L. cp. /L.	70,7	L. cl. /L.	82,8	
L. sv. /L.	62,4	P. a. /L.	92,0	
L. cd. /L.	65,0	P. p. /L.	98,2	
L. tc. /L.	75,6	Det (LiE)/L.	62,7	
L. c. /L.	90,6	WI	99,5	

Таблица 3. Среднее значение и стандартная ошибка индекса Вальтершторфа (WI) в трех разных группах сравнения дунайского и гребенчатого тритонов

Table 3. Mean values and their standard error of the Wolterstorff's Index (WI) in the three different groups of comparison of the danubian and cristate newts

Группа	T. dobrogicus			T. cristatus			
спавнения	M ± m	lim	n	M ± m	lim	n	
I	$42,5 \pm 0,98$	30,3—56,0	32	59,9 ± 2	44,2—82,9	21	
II	$53,4 \pm 1,51$	44,3—61,3	18	$57,5 \pm 0,99$	50,1—66,5	24	
III	$40,6 \pm 0,19$	26,2—48,8	912	$58,4\pm0,2$	51-66,7	512	

Обозначения групп те же, что и в таблице 1.

генетического маркирования (Litvinchuk et al., 1994, 1997; Межжерин и др., 1997), что позволило оперировать 72 выборками, покрывающими равнинное Закарпатье и зону парапатрии T. cristatus- T. dobrogicus. Базируясь на пространственном распределении более чем 1500 особей двух видов, можно утверждать, что анализируемые виды не образуют совместных поселений и их ареалы в Закарпатье пространственно разобщены, что подтверждает высказанное ранее положение (Литвинчук, 1998; Litvinchuk et al., 1994, 1997) о парапатрическом характере их распределения; причем дунайский тритон занимает всю низменность, а гребенчатый - предгорья, начиная с высоты 120 м. Тем не менее, как это хорошо видно на рисунке 2, существует высотное перекрывание распространения видов на уровне 120—150 м. Это значит, что помимо фактора высоты, определяющего, так сказать, первичное разобщение гребенчатого и дунайского тритонов, существует и вторичный уровень их изоляции - экологический, в частности разные биотопические предпочтения. Территория, где гребенчатый тритон замещает дунайского, находится в зоне перехода от низменности к горным массивам, что сопровождается резкой сменой стаций: степных на лесные. Именно тесная привязанность дунайского тритона к открытым ландшафтам, а гребенчатого - к закрытым и определяет их репродуктивную изоляцию в местах, где популяции разных видов разделены несколькими километрами и возможны контакты видов. По-видимому, сочетание таких контрастных по жизненным условиям ландшафтов, как степного и лесного, и обусловливает надежную пространственную изоляцию T. dobrogicus и T. cristatus, поскольку их гибридизация - событие крайне редкое (Pialek et al., 1999; Морозов-Леонов и др., 2003). И это несмотря на то, что виды в генетическом отношении очень близки (Межжерин и др., 1998) и, судя по всему, не имеют надежных этологических барьеров, а потому в случаях совместного обитания будут скрещиваться друг с другом, оставляя жизнеспособное потомство. Тем не менее, гибридизация в природе этих видов в Закарпатье действительно происходит очень редко и надежно

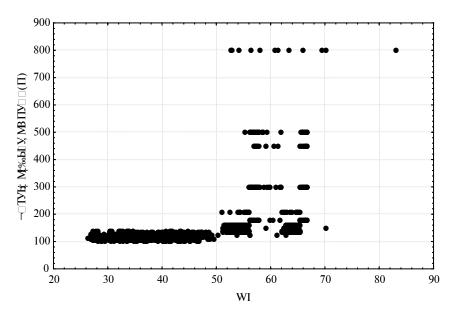


Рис. 2. Высотное распределения двух видов тритонов.

Fig. 2. Height distribution of the two species of newts.

Примечание. Особи с показателями индекса Вальтершторфа менее 0,5 относятся к виду $T.\ dobrogicus$, более 0,5 — к $T.\ cristatus$.

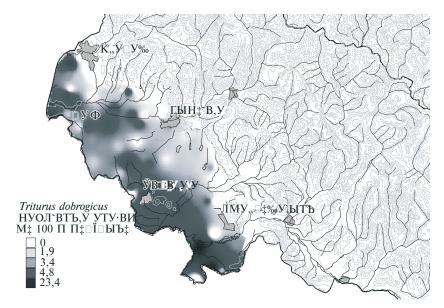


Рис. 3. Распределение плотности популяций дунайского тритона в Закарпатье.

Fig. 3. Distribution of population density of the danubian newt (T. dobrogicus) in Transcarpathia.

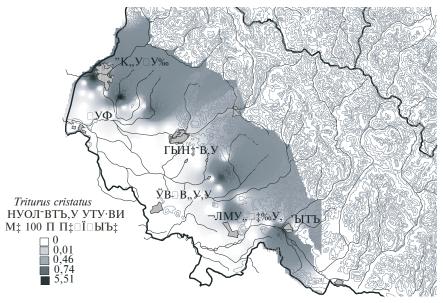


Рис. 4. Распределение плотности популяций гребенчатого тритона в Закарпатье.

Fig. 4. Distribution of population density of the cristate newt (T. cristatus) in Transcarpathia.

подтверждена находкой только одного гибрида под Ужгородом (Морозов-Леонов и др., 2003). Такая редкая гибридизация связана с достаточно строгой экологической изоляцией, а потому совместные поселения или проникновения особей одного вида в популяции другого случаются только при нарушении экологической изоляции видов: сведении лесов и изменении гидрологического режима, что и произошло под Ужгородом, где антропогенный пресс особенно силен.

Еще одной причиной, определяющей надежную изоляцию, является относительная немногочисленность этих видов по сравнению с жерлянками ($Bombina\ bombina\ -\ B.\ varigatta$) или группой обыкновенных тритонов (Tritirus

vulgaris — Т. montandoni), у которых интрогрессивная гибридизация — явление самое обычное (Arntzen, 1996). Высокая численность и большая плотность популяций последних сопровождается значительной миграцией этих видов, что приводит к межвидовыми интрогрессиям и гибридизации в районе предгорий, хотя характер биотопического предпочтения здесь совершенно аналогичен — жерлянка желтобрюхая Bombina variegata и тритон карпатский Т. montandoni четко привязаны к гористой лесной местности, а жерлянка краснобрюхая В. bombina и тритон обыкновенный Т. vulgaris — это равнинные виды.

Оценивая распространение видов по региону, следует отметить, что дунайский тритон обнаружен во всех административных районах равнинного Закарпатья и — более того практически во всех подходящих водоемах, что является свидетельством не только его широкого распространения в изученном регионе, но и его обычности. Гребенчатый тритон распространен в Закарпатье более спорадично, что может быть вызвано тем, что он придерживается более естественных, нетронутых мест обитания, которых в Закарпатье становится все меньше и меньше.

Численность. Распределение численности двух видов тритонов по изученному региону представлено картографически. На схемах распространения (рис. 3—4) самые темные поля можно интерпретировать как резерваты видов, в которых их численность максимальна. Это не значит, что виды так плотно заселяют данную местность, а речь идет о том, что если в данной местности есть подходящие для вида биотопы, то он будет встречаться там с плотностью, обозначенной на карте. Представленные рисунки в целом адекватно отображают ситуацию относительно численности видов в регионе, так как они построены на данных полевых исследований по всем точкам с экстраполяцией на регион. Поскольку точек было немало, то и экстраполяция должна быть достаточно точной. Так, на карте распространения дунайского тритона (рис. 3) даже можно наблюдать его полное отсутствие, например в районе болота Дедовое (Береговской р-н).

Оценка численности дунайского тритона показала, что в настоящее время самая высокая плотность популяций этого вида наблюдается в Ужгородском и Береговском районах, где было обнаружено 6,5 и 7,8 особей на 100 м маршрута; средняя плотность была в Виноградовском р-не (5,6 oc/100 m) и низкая — в Иршавском и Мукачевском (3,6 u 4,0 oc/100 m). Средняя плотность популяции по Закарпатью составила $5,43\pm0,82$ ос/100 м. Сопоставление полученных данных с материалами 30-летней давности выявляет определенную тенденцию к уменьшению плотности популяций дунайского тритона (в среднем по региону она уменьшилась в 1,8 раза), хотя из-за ограниченности данных М. И. Щербаня различия не достигли статистически достоверных значений.

Гораздо ниже численность в Закарпатье гребенчатого тритона, обитающего в предгорьях. В среднем по изученному региону она составила $2,66 \pm 0,42$ ос/100 м, что в 2,2 раза ниже, чем дунайского. Максимальная численность T. cristatus, обнаруженная в Иршавском и Ужгородском районах (3 и 2,7 ос/100 м), была ниже минимальной T. dobrogicus. По данным М. И. Щербаня, в первой половине 70-х гг. плотность популяций анализируемых видов тритонов была в общем одинаковой. Отсюда можно сделать вывод, что низкая сегодняшняя численность гребенчатого тритона связана именно с ее падением в 3,3 раза (t = 3,72; р < 0,001).

Похожая тенденция сохраняется и при оценках относительной численности двух видов. Дунайский тритон в среднем составляет порядка 2,54% всех учтенных амфибий, тогда как доля гребенчатого была в 2 раза ниже — 1,24%. Причем, по данным М. И. Щербаня (1976), относительная численность двух видов тритонов в начале 70-х гг. опять-таки была на одном уровне — чуть более 2% (табл. 4), а это значит, что за последние 30 лет доля гребенчатого тритона

Таблица 4. Изменение средней плотности популяций (М) и относительной численности гребенчатого и
дунайского тритонов в разных административных районах Закарпатской области за последние 30 лет
Table 4. Changes of mean population density of the cristate and danubian newts in different districts of the
Transcarpathian Region during the recent 30 years

		2002—2003 гг.			1970—1975 гг. *		
Район	Вид	n	M ± m	относительная численность, %	n	M ± m	относитель- ная числен- ность, %
Ужгородский	T. cristatus	19	$2,7 \pm 0,35$	1,25±0,16	13	$7,26\pm0,73$	1,80±0,18
	T. dobrogicus	73	$6,8\pm0,54$	$3,15\pm0,25$	12	$7,04\pm0,85$	$1,75\pm0,21$
Мукачевский	T. cristatus	2	$2,0\pm0,0$	$1,26\pm0,0$	_	_	_
	T. dobrogicus	34	$3,2\pm0,38$	$2,03\pm0,34$	_	_	_
Береговской	T. dobrogicus	17	$7,5\pm1,43$	$5,03\pm0,95$	_	_	_
Виноградовский	T. cristatus	5	$1,6\pm0,4$	$0,80\pm0,20$	2	$10,5\pm1,5$	$4,40\pm0,63$
	T. dobrogicus	16	$5,6\pm1,71$	$2,81\pm0,85$	4	$12,0 \pm 0,0$	$5,03\pm0,0$
Хустский	T. cristatus	4	$4,0\pm0,41$	$1,59\pm0,16$	_	_	_
Иршавский	T. cristatus	1	3	$1,26\pm0,0$			
	T. dobrogicus	4	$4,0\pm0,08$	$1,69\pm0,46$			
В целом	T. cristatus	31	$2,66\pm0,42$	$1,24\pm0,20$	15	$8,88\pm1,62$	$2,17\pm0,40$
	T. dobrogicus	144	$5,43\pm0,82$	$2,53\pm0,38$	13	$9,52\pm2,48$	$2,33\pm0,61$

Примечание. п – количество обследованных пунктов.

среди амфибий упала почти в 2 раза, а дунайского осталась на прежнем уровне. Таким образом, исходя из того, что относительная численность дунайского тритона на фоне некоторого падения абсолютной осталась прежней, можно заключить, что уменьшение численности $T.\ dobrogicus$ не является событием особенным, а результатом общего уменьшения численности земноводных в регионе.

Представленные результаты анализа численности тритонов в Закарпатье, на наш взгляд, не дают явных оснований для включения T. dobrogicus в Красную книгу Украины. Об этом свидетельствует, прежде всего стабильная представленность дунайского тритона среди амфибий Закарпатья, а имеющуюся тенденцию уменьшения абсолютной численности следует, скорее, объяснить снижением численности земноводных в регионе вообще, чем состоянием ресурса этого вида. Выявленная относительная стабильность численности дунайского тритона выглядит особенно очевидной на фоне резкого падения численности викарирующего вида - гребенчатого тритона. Несмотря на определенную стабильность численности дунайского тритона его включение в Красную книгу можно было бы признать целесообразным в случае ограниченности его распространения на территории Украины. Однако кроме Закарпатья этот вид в фауне Украины представлен в Дунайских плавнях, где является обычным, а в некоторых местах и многочисленным видом амфибий (Котенко, 1999). Также имеются сведения, подтверждающие обитание этого вида в низовьях Днепра (Литвинчук, Боркин, 2002), а значит, вполне вероятно, что этот вид будет распространен и в низовьях Днестра.

Таким образом, можно сделать вывод, что дунайский тритон — это вид с устойчивой численностью и достаточно широким распространением, охватывающим бассейны трех крупнейших европейских рек. Поэтому трудно согласиться с утверждением, что этот вид находится в угрожаемом состоянии и требует для своей охраны каких-либо радикальных, в том числе включения в Красную книгу Украины.

^{*} По: М. И. Щербань (1976).

- *Коменко Т. І.* Земноводні та плазуни // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. К. : Наук. думка, 1999. С. 139—146.
- *Куртяк Ф. Ф., Крочко Ю. І.* Пристрій для прижиттєвого вимірювання відділів тіла та ходу їх регенерації у дрібних хребетних тварин // Раціоналізаторська пропозиція УжНУ. № 372. 12.12.2000 р.
- *Литвинчук С. Н.* Систематика и распространение тритонов комплекса Triturus cristatus (Salamandridae) в России и сопредельных странах : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 24 с.
- *Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я.* Распространение, экология и охранный статус дунайского тритона, Triturus dobrogicus (Amphibia, Salamandridae), на территории Украины и Молдовы // Вестн. зоологии. − 2002. − **36**, № 3. − С. 35—44.
- *Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Коменко Т. И., Пионтковская Е. А.* Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, Triturus) фауны Украины // Доп. НАНУ. -1998. -№ 1. С. 193—197.
- *Межжерін С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Піонтковська О. А.* Алозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. К.: Інтерекоцентр, 1997. С. 352—366.
- *Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф.* О гибридизации гребенчатого (Triturus cristatus) и дунайского (Triturus dobrogicus) тритонов в Закарпатье // Вестн. зоологии. 2003. **37**, № 2. С. 88—91.
- *Таращук В. І.* Земноводні та плазуни. К. : Вид-во АН УРСР, 1959. 239 с.
- *Шербак Н. Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. К.: Наук. думка, 1966. 299 с.
- *Щербак Н. Н., Щербань М. И.* Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. К. : Наук. думка, 1980. 268 с.
- *Щербань М. И.* Земноводные и пресмыкающиеся Закарпатья (систематико-зоогеографический очерк) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1976. 14 с.
- Arntzen J. W. Parameters of ecology and scale integrate the gradient and mosaic models of hybrid zone structure in Bombina toads and Triturus newts // Isr. J. Zool. 1996. 42. P. 111—119.
- Litvinchuk S. N., Sokolova T. M., Borkin L. J. Biochemical differentiation of the Crested Newt (Triturus cristatus group) in the territory of the former USSR // Abh. Ber. Naturkunde. 1994. 17. S. 67—74.
- Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J. A contact zone between the newts Triturus cristatus and Triturus dobrogicus in the Ukrainian Transcarpathians: distribution and genome size variation // Herpetologia Bonnensis / Eds W. Böhme, W. Bischoff, T. Ziegler. 1997. S. 229—235.
- Macgregor H. C., Sessions S. K., Arntzen J. W. An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus Triturus (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions // J. Evol. Biol. — 1990. — 3. — P. 329—373.
- Wallis G. P., Arntzen J. W. Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species // Evolution. – 1989. – 43. – P. 88–104.